ChinaXiv合作期刊

干旱区地理
ARID LAND GEOGRAPHY

霸王根茎叶非结构性碳与C:N:P计量特征对干旱的响应

孙小妹[1]， 何明珠[2]， 周 彬[3]， 李金霞[1]， 陈年来[1]

（1. 甘肃农业大学资源与环境学院，甘肃 兰州 730070；2. 中国科学院西北生态环境资源研究院沙坡头沙漠研究试验站，甘肃 兰州 730000；3. 山东农业大学资源与环境学院，山东 泰安 271018）

摘 要：通过选取阿拉善地区3个典型霸王群落为研究对象，研究霸王器官间（根、茎、叶）生态化学计量比特征及非结构性碳水化合物（Non-structural carbohydrates，NSCs）的变化，以便加深对霸王生存策略的理解，更好的服务于荒漠生态系统的生态恢复。结果表明：霸王茎和叶中可溶性糖（Soluble sugar，SS）、淀粉（Starch，ST）和NSCs含量随干旱加剧均显著降低。根系中SS和NSCs在3个样点间差异不显著，ST先降低后增加，ST含量在Plot3中比在Plot1和Plot2中高19.3%和31.2%。干旱使霸王根、茎、叶中N、P含量显著下降，使根、茎、叶中C:N和C:P显著增高，叶片N:P<14。Plot1中霸王器官间SS、SS:ST和NSCs含量表现为叶片>根>茎，ST含量为茎>根>叶片；Plot2和Plot3中霸王器官间SS、ST和NSCs含量均为根>茎>叶片。3个样点中叶片相较于茎干和根系具有高的N、P含量和低的C:N和C:P。NSCs与C:N:P间的关系表明：根、茎、叶中的N含量与SS正相关，叶片N含量与根系ST负相关。以上结果表明霸王的茎干和根系可能扮演“营养库”的角色，霸王通过提高N、P利用效率来减缓水分亏缺使其生长受到N限制的影响。霸王通过调节器官间NSCs的积累及分配来适应干旱，采取将根系中ST转化为SS来调节渗透势的策略；并随干旱加剧将更多的碳水化合物投资分配到根部，以ST的形式存储，而N是影响霸王根系中ST与SS间转化和ST存储的关键元素。

关键词：非结构性碳水化合物；生态化学计量比特征；器官关联性；干旱适应策略

文章编号：

随着全球干旱加剧，荒漠生态系统的植物都生活在水分受限的边缘[1]。水分亏缺对荒漠植物器官间碳水化合物分配过程的影响会改变其生长、生存策略和适应干旱的能力[2]。在干旱生态系统中，高温和低降雨量导致缓慢的碳（C）、氮（N）和磷（P）生物地球化学循环和低初级生产力。而元素N、P是影响植物光合机构发育[3]、光合产物运输[4]等代谢过程中必不可缺的关键元素[5-6]。研究表明C:N:P的生态学意义可表征植物的生存策略[7-8]。非结构性碳水化合物（Non-structural carbohydrates，NSCs）反应植物的碳供应状况[9-10]，可表征植物抵御干旱和应对干旱胁迫的恢复能力[11-13]。研究表明叶片N含量与NSCs的固定能力正相关，P是影响植物代谢过程的关键元素[14-15]。在遮荫状况下，乔木物种叶片NSCs与叶片C存在权衡关系，叶片NSCs与叶片N、P含量间的交互效应会影响该物种的生长速率和生存策略[12]。因此，探究荒漠植物C:N:P计量比和NSCs配比随干旱加剧的变化以及两者之间的关联性，有助于理解荒漠植物应对气候变化加剧的生存策略。

叶片、茎和根之间的营养分配模式反映了植物获取、运输和储存营养的能力[16]。Chapin等[17]指出，茎和根不仅是结构成分，而且是植物生物合成中吸收、运输、积累和储存营养物质的关键器官。

收稿日期：2020-02-27； **修订日期：**2020-06-28

基金项目：甘肃农业大学科技创新基金(学科建设专项基金) (GSAU-XKJS-2018-214/198)；国家自然科学基金(41671103)；横向项目(XZ 20191206)

作者简介：孙小妹（1986-），女，博士，讲师，研究方向为恢复生态学. E-mail: sunxm@gsau.edu.cn

通讯作者：陈年来（1962-），男，博士，教授，研究方向为植物生态学. E-mail: chennl@gsau.edu.cn

chinaXiv:202103.00022v1

ChinaXiv合作期刊

然而，由于取样困难和人工成本，大多关于灌木植物氮磷计量比特征的研究集中在叶片层面[18-19]。关于植物NSCs的研究也是基于室内的控制试验，或者仅基于叶片水平的研究居多[11-12,20]。叶片虽然是植物光合作用的关键器官，但是叶片水平的NSCs及其组成并不能完全代表整株层面[21]。因此，为了充分了解荒漠植物碳水化合物与养分分配和储存模式，其适应干旱生境的生长策略，研究叶片和贮藏器官（茎和根）的营养状况和碳水化合物的积累及分配至关重要。

近年来，阿拉善高原荒漠植物的死亡大多与干旱有关，这不仅会影响到碳平衡，而且影响阿拉善高原的生态系统服务功能[22]。霸王（*Zygophyllum xanthoxylon*），双子叶多年生灌木，耐旱、耐瘠薄，是荒漠、半荒漠草地植被的优势种。研究表明基于霸王叶片层面NSCs的季节变化呈"w"型[23]，牛得草等从化学计量学的角度研究了霸王叶片发育过程中同化器官（不同大小叶片）内C、N、P的分配规律[24]和不同优势荒漠植物计量比特征（含霸王）在生长季内的变化[25]。以上关于霸王NSCs及C:N:P计量特征的研究仅限于叶片层面，且未能将这2个体系衔接起来分析荒漠生态系统优势种霸王的生存和生长策略。本研究拟从霸王根、茎、叶层面分别探究以上2个体系间的关联性，以便于加深对霸王生存策略的理解，更好的服务于荒漠生态系统的生态恢复。

1 研究区概况与研究方法

1.1 研究区概况

阿拉善高原（37°24′~42°47′N，97°10′~106°53′E）位于内蒙古最西部，占地面积约为25×10^4 km^2。气候干旱少雨（年降雨量40~200 mm），年均温5.8~8.8°C。大部分地方是荒漠，植被覆盖度15%~30%[22]。土壤类型为灰棕漠土，植被包括4个亚类，典型的荒漠植被区、草原化荒漠区、荒漠化草原区和沙生植被区，呈明显的地带性分布。植被以天然霸王（*Zygophyllum xanthoxylon*）、珍珠猪毛菜（*Kalidium foliatum*）、骆驼蓬（*Peganum harmala*）等旱生灌木为主。

1.2 试验设计

于2014年8月植物生长季内沿国道一路考察，选取典型的霸王植物群落（10 m×10 m），设置样点3个，Plot1在沿国道569中渠乡附近，Plot2在省道218附近的希热格图附近，Plot3途经省道317靠近牛泉村（图1）。Plot1−Plot2、Plot1−Plot3和Plot2−Plot3的直线距离分别为129 km、152 km和254 km。为避免交通道路的干扰，取样点离公路垂直距离60 m。每个样点选择3个霸王优势群落，利用随机取样法采集植物样品。根据霸王根系的分布状况（plot1中根系分布为1~60 cm，Plot2中根系分布为1~80 cm，Plot3中根系分布为1~100 cm），调查了研究区相应的土壤背景值（表1）。

随干旱加剧，霸王根系深度明显增加，从Plot1

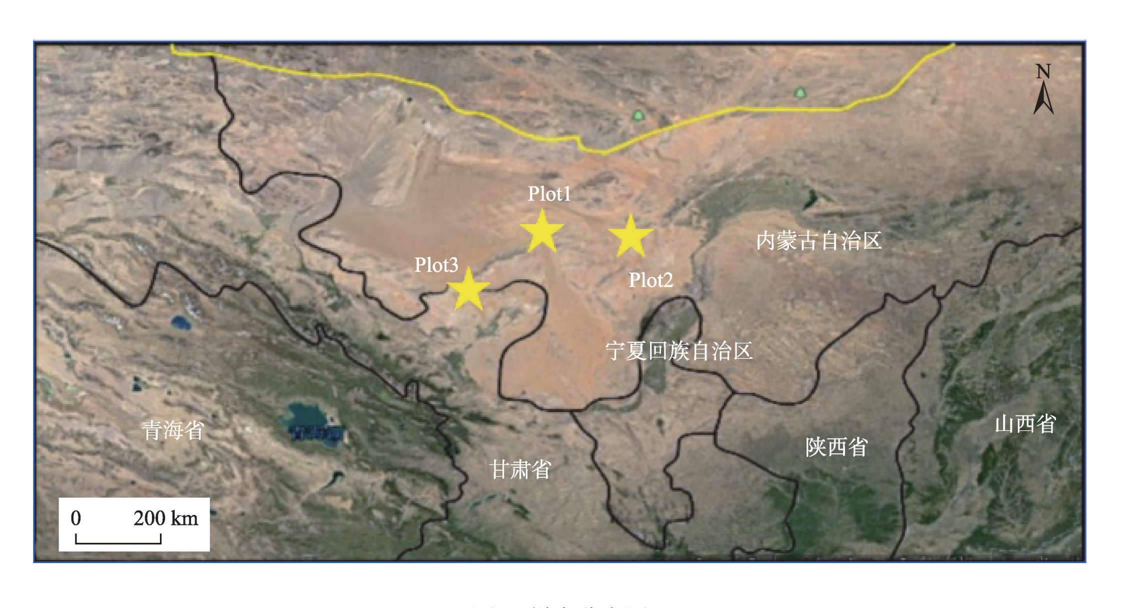


图1 样点分布图

Fig. 1 Location of the plot sites

chinaXiv:202103.00022v1

ChinaXiv合作期刊

表1 研究区土壤背景值

Tab. 1 Soil background values of the study area

深度/cm	土壤有机质			土壤全氮			土壤全磷		
	Plot1	Plot2	Plot3	Plot1	Plot2	Plot3	Plot1	Plot2	Plot3
0~1	21.25±0.61a	20.56±0.20a	18.24±0.19b	0.14±0.005a	0.13±0.004ab	0.12±0.005b	0.73±0.007a	0.67±0.016a	0.44±0.027b
1~10	19.44±0.34a	17.89±0.21ab	16.81±0.74b	0.13±0.0005a	0.08±0.0009b	0.07±0.001c	0.59±0.004a	0.59±0.017a	0.39±0.015b
10~20	17.32±0.53a	15.34±0.22b	14.58±0.47b	0.12±0.003a	0.08±0.002b	0.06±0.003c	0.58±0.001a	0.57±0.004a	0.26±0.009b
20~40	16.15±0.71a	13.39±0.72b	12.87±0.07b	0.11±0.002a	0.07±0.002b	0.05±0.001c	0.57±0.002a	0.54±0.009b	0.19±0.003c
40~60	13.67±0.27a	11.41±0.08b	10.33±0.23c	0.09±0.002a	0.05±0.002b	0.05±0.0004c	0.52±0.007a	0.49±0.004b	0.17±0.005c
60~80		9.30±0.10a	8.87±0.05b		0.05±0.002a	0.04±0.001b		0.41±0.006a	0.17±0.007b
80~100			6.45±0.05			0.04±0.001			0.08±0.008

注：不同小写字母表示样点间差异显著(P<0.05)，表中数值为：平均值±标准误差(n=3)。

中的60 cm增加到Plot2中的80 cm到Plot3中的100 cm。同一土层深度的土壤有机质、全N和全P变化规律一致，表现为：Plot1>Plot2>Plot3。从表层1 cm到地下60 cm（Plot1）、80 cm（Plot2）和100 cm（Plot3），土壤有机质、全N和全P含量在Plot1（R^2=0.886，P<0.0001；R^2=0.959，P<0.0001；R^2=0.690，P=0.0001）、Plot2（R^2=0.935，P<0.0001；R^2=0.659，P<0.0001；R^2=0.848，P<0.0001）、Plot3（R^2=0.970，P<0.0001；R^2=0.547，P=0.0001；R^2=0.829，P<0.0001）中均呈显著下降的趋势。

表2为取样点的年均气象资料，为了排除采样时降雨对土壤含水量的影响，采用年均空气相对湿度作为判断采样点间干旱程度的依据。从样点Plot1至Plot3，空气相对湿度逐渐减小，干旱程度表现为Plot1<Plot2<Plot3。

1.3 样品采集与室内测定

每个样方中选取生长良好的霸王灌木5~10株，利用根钻分别收集0~60 cm(Plot1)、0~80 cm(Plot2)和0~100 cm(Plot3)处直径为2~5 mm的根系，选择2 a生茎干，叶片为所选茎干中部的功能叶。按照根、茎、叶标记，用自来水冲洗去灰尘，后用去离子水冲洗装袋。植物样带回实验室后先杀青10 min(105 ℃)后烘干至恒重(60 ℃)。经研磨后过80 μm筛子，植物全C的测定利用CN联合分析仪；全N和全P的分析测定用SmartChem 200化学分析仪(West Co Scientific Instrument，Brookfielg，USA)[22]。植物可溶性糖(SS)的测定采用蒽酮比色法，淀粉(ST)的测定采用高氯酸法，非结构性碳水化合物(NSCs)=SS+ST[12]。土样自然风干后过100目筛子，土壤有机质、全N、全P的测定方法均为传统测试法[22]。

1.4 数据分析

利用方差分析(ANOVA)比较不同样点间和不同器官间相关指标的差异，以及不同土层间土壤有机质和营养元素含量的差异，采用Duncan多重比较法，在SPSS 16.0中完成。在Canoco4.5中做冗余分析(Redundancy analysis，RDA)，RDA分析用于分析环境因子与非结构性碳水化合物和计量比特征间的关系，蒙特卡罗置换检验用于约束排序模型的显著性，利用前向选择排除环境变量间的共线性，排序图仅呈现前向选择后的变量。环境变量中的土壤有机质、全N、全P含量为各层含量的加权平均值。作图在GraphPad Prism上实现。

2 结果与分析

2.1 霸王器官间非结构性碳水化合物及组成的积累与分配

随干旱加剧，霸王根系中SS与NSCs在3个样点

表2 研究区气象数据

Tab. 2 Meteorological data of the study area

样点	植被类型	纬度/N	经度/E	海拔/m	年均温/℃	年均降雨量/mm	大于10 ℃的积温/℃	空气相对湿度/%
Plot1	霸王群落	39°53′2.04″	103°38′27.96″	1511	6.73	136.97	3149.47	26.40
Plot2	霸王群落	39°48′37.8″	105°3′57.96″	1477	6.91	117.57	3227.49	23.63
Plot3	霸王群落	39°56′40.56″	102°16′21.36″	1344	8.79	112.00	3749.43	22.73

chinaXiv:202103.00022v1

ChinaXiv合作期刊

间差异不显著(P>0.05)(图2a~d),而根系中ST含量先降低后增加,在Plot3中比Plot1和Plot2高19.3%和31.2%(图2b),根系SS:ST在Plot1和Plot2分别比Plot3显著增加33%和43%(P<0.01)(图2c)。茎中SS在Plot1比Plot3显著增加30.9%(P<0.01)(图2a),茎中ST和NSCs在Plot1中比Plot2和Plot3分别显著增加29.6%和24.6%及18.0%和28.1%(P<0.01)(图2b~d),茎中SS:ST在3个样点间差异不显著(P>0.05)(图2c)。叶片中SS、ST和NSCs在Plot1比Plot2和Plot3显著增加了46.5%、41.0%、45.0%和67.6%、54.0%、63.9%(P<0.01)(图2a~b,d)。

Plot1中SS、SS:ST和NSCs含量表现为叶片>根>茎,ST为茎>根>叶片(图2)。Plot2和Plot3中SS、ST和NSCs变化趋势一致均为根>茎>叶片,其中Plot3器官间ST和NSCs含量差异显著(P<0.01)。

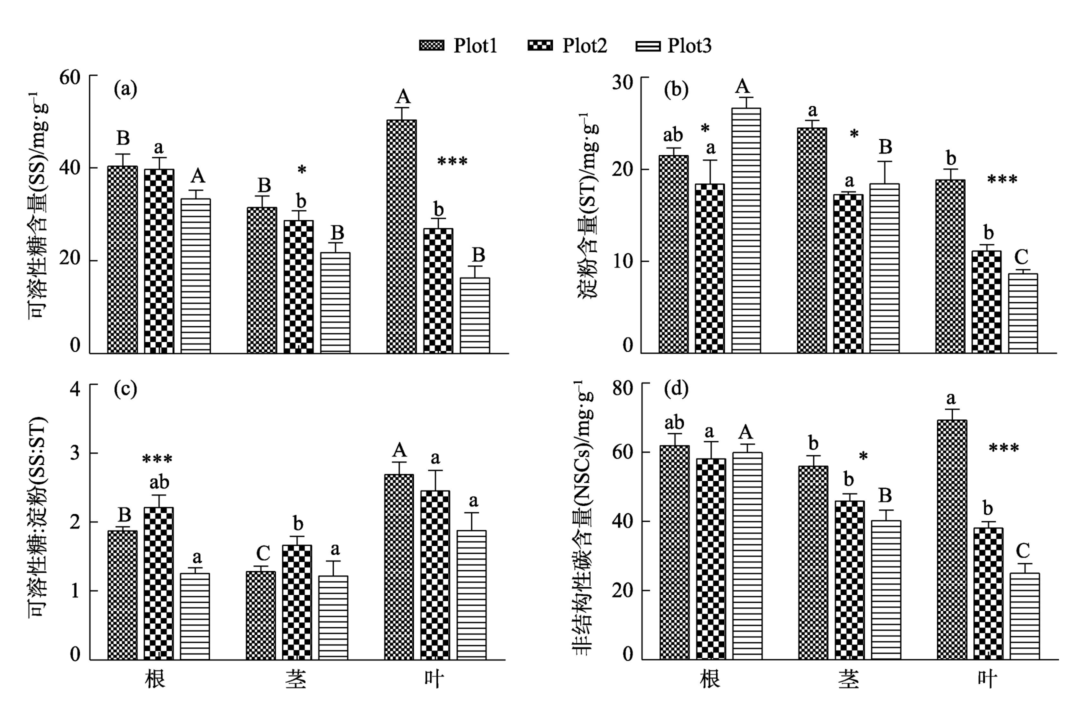
2.2 霸王器官间生态化学计量比特征

根系C含量在Plot3中显著高于其它样点,茎中C含量的变化差异不显著(P>0.05),叶片C含量在Plot3中显著低于Plot1(15.9%)和Plot2(15.1%)(图3a)。随干旱程度增加,根、茎、叶中的N、P含量均显著降低(P<0.05)(图3b~c);相应C:N和C:P显著增加(P<0.05),Plot3中根、茎、叶的C:N比Plot1和Plot2分别增加79.4%、75.2%、49.1%和79.4%、69.1%、43.2%,C:P比Plot1和Plot2分别高73.5%、75.4%、75.6%和61.8%、59.7%、71.5%(图3d~e)。根、茎中的N:P随干旱增加为先增加后下降,叶片中的N:P则在Plot3中比Plot1和Plot2中显著高52.6%和50.5%(图3d)。

在3个样点中,茎干C含量显著高于根系和叶片。在Plot1中,N含量和P含量表现为叶片>茎干>根系(P<0.05);在Plot2和Plot3中,叶片N、P含量显著大于茎干(27%和54%、48%和15%)和根系(25.9%和59.4%、55.4%和12.6%)(P<0.01)。在Plot2中,C:N和C:P表现为茎干>根系>叶片(P<0.05);在Plot3中根系和茎干中的C:N与C:P差异不显著,但显著大于叶片(79.7%和76.9%与54.7%和56.9%)。器官间N:P在3个样点间变化规律不一致,但N:P均<14。

2.3 霸王器官间非结构性碳水化合物与元素计量比特征间的关系

分析器官中NSCs及构成与C:N:P间的关系发现:根、茎、叶中SS分别与N、NSCs显著正相关;茎、叶中SS含量与P含量正相关,与C:N、C:P负相关。茎、叶中ST与NSCs为正相关;根中ST与C、C:N为正相关,与N为负相关;叶片ST含量与C、N、P含量正



注:不同大、小写字母表示处理间差异显著性水平为P<0.01和P<0.05,平均值±标准误差,n=3。下同

图2 不同样点间霸王非结构性碳水化合物含量

Fig. 2 Accumulation and distribution of non-structural carbohydrates in *Zygophyllum xanthoxylon* among sampling plots

chinaXiv:202103.00022v1

ChinaXiv合作期刊

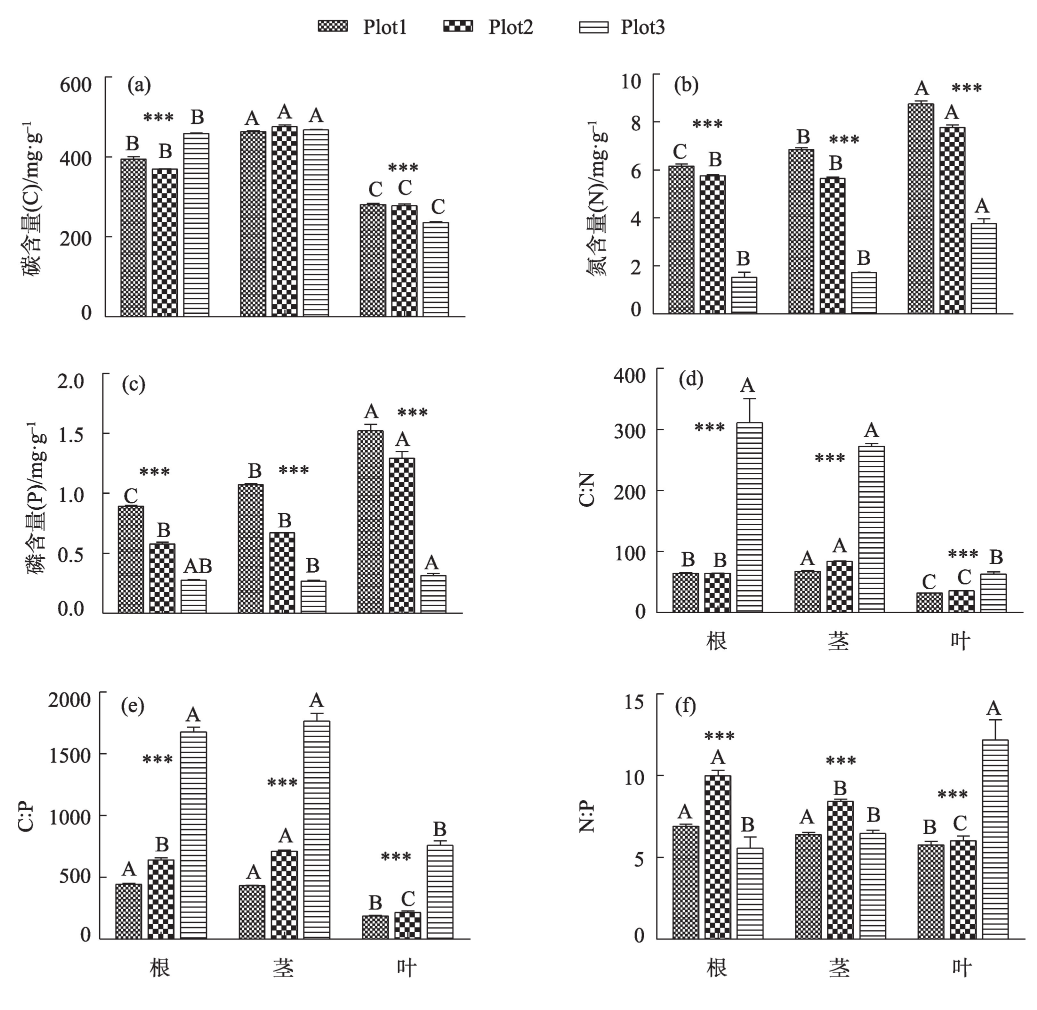


图3 样点间霸王器官中C:N:P化学计量比特征

Fig. 3 C:N:P stoichiometry in *Zygophyllum xanthoxylon* among sampling plots

chinaXiv:202103.00022v1

相关，与C:N、C:P负相关。茎、叶中NSCs含量与N、P含量正相关，与C:N、C:P负相关。根、茎、叶中N与P含量正相关，与C:N、C:P负相关(表3)。

分析环境因子对NSCs与C:N:P的影响发现，年均温(MAP)与R-NSCs正相关；空气相对湿度(RM)与L/S-NSCs、L-ST、R/S-SS、R/S-P、S/L-N正相关，与L/S/R-C:N和L/S/R-C:P负相关；土壤全N含量与L/S-NSCs、L/S-ST、L-N含量正相关(图4)。分析器官间NSCs与C:N:P间的关系发现：R-SS与R/S/L-N含量正相关，与R/S/L-C:N负相关；R-ST与R/S/L-N含量负相关，与R/S/L-C:N正相关；R-NSC与S-ST正相关。S-SS与R/S/L-N、R/S/L-P正相关，与R/S/L-C:N、R/S/L-C:P负相关；S-ST与L-ST、R-NSCs正相关；S-NSCs与R/L-P、L-SS、L-ST、L-NSCs正相关。L-SS、L-ST、L-NSCs与R/S/L-P正相关，与S-C:P负相关(图4)。

3 讨论

3.1 干旱对非结构性碳水化合物及C:N:P计量比的影响

植物NSCs由维持植物水势和水力学导度的可溶性糖和能量存储的淀粉构成[11]，是表征植物碳收支平衡的能源指标[26]，通常具有高浓度NSCs的植物在干旱生境中存活的时间较长[27]。在美国黄松[28]、刺槐[29]和杨树[30]的研究中表明，一定程度的水分亏缺会使ST转化为SS，使SS浓度增大，从而增强细胞渗透调节作用，维持生理代谢活动促进吸水，以抵御加重的干旱胁迫。这与我们的研究结果一致，随干旱加剧，霸王茎和叶中SS、ST、NSCs的绝对值均逐渐降低，根系中SS和NSCs在3个样点间差异不显著，但根系中ST含量先降低后增加(图2)。Plot3中根系ST含量显著增加可能有2方面的原因：干旱加

ChinaXiv合作期刊

表3　根、茎、叶中NSCs成分与C:N:P计量比间的相关系数

Tab. 3　Correlation coefficients of C:N:P stoichiometry and NSCs variables in roots, stems and leaves

器官		SS	ST	NSCs	C	N	P	C:N	C:P	N:P
根	SS	1.000								
	ST	−0.222	1.000							
	NSCs	0.675*	0.57	1.000						
	C	−0.577	0.818**	0.132	1.000					
	N	0.682*	−0.734*	0.019	−0.918**	1.000				
	P	0.59	−0.522	0.102	−0.677*	0.893**	1.000			
	C:N	−0.63	0.786*	0.064	0.908**	−0.979**	−0.832**	1.000		
	C:P	−0.651	0.722*	−0.002	0.897**	−0.994*	−0.926**	0.962**	1.000	
	N:P	0.477	−0.711*	−0.136	−0.826**	0.666*	0.266	−0.745*	−0.595	1.000
茎	SS	1.000								
	ST	0.433	1.000							
	NSCs	0.894**	0.792*	1.000						
	C	0.01	−0.594	−0.289	1.000					
	N	0.791*	0.46	0.765*	−0.045	1.000				
	P	0.748*	0.652*	0.832**	−0.272	0.955**	1.000			
	C:N	−0.763*	−0.343	−0.688*	−0.058	−0.987**	−0.899**	1.000		
	C:P	−0.752*	−0.467	−0.742*	0.054	−0.995**	−0.946**	0.989**	1.000	
	N:P	0.248	−0.605	0.133	0.755*	0.265	−0.032	−0.401	−0.270	1.000
叶	SS	1.000								
	ST	0.941**	1.000							
	NSCs	0.997**	0.965**	1.000						
	C	0.741*	0.659*	0.729*	1.000					
	N	0.819**	0.761*	0.814**	0.966**	1.000				
	P	0.802*	0.782*	0.806**	0.96**	0.987**	1.000			
	C:N	−0.747*	−0.679*	−0.743*	−0.932**	−0.984**	−0.960**	1.000		
	C:P	−0.749*	−0.705*	−0.746*	−0.973**	−0.971**	−0.985**	0.943**	1.000	
	N:P	−0.715*	−0.688*	−0.716*	−0.936**	−0.904**	−0.946**	0.847**	0.975**	1.000

注：SS，可溶性糖；ST，淀粉；NSCs，非结构性碳；C，碳含量；N，氮含量；P，磷含量；C:N，碳氮比；C:P，碳磷比；N:P，氮磷比。**表示显著性水平为0.01，*表示显著性水平为0.05。

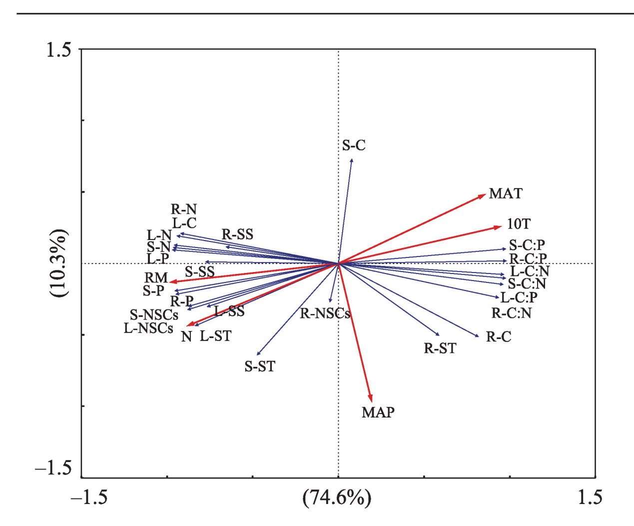
剧阻碍了碳水化合物向次生代谢过程中功能结构性物质的转化或合成，从而使ST积累[31]；或者由于过度的水分亏缺使气穴栓塞阻碍，渗透调节作用被阻断，SS继而转化为ST存储[32–33]。即轻度干旱情况下，霸王将根系中ST转化为SS，通过调节渗透势应对水分亏缺；随干旱加剧霸王将更多的碳水化合物投资分配到根部，以ST的形式存储，以待干旱状况改善后供其生长所需的能量补给。

干旱生境中，植物面临着水分亏缺和营养元素限制的双重胁迫，养分吸收或营养元素利用能力是植物适应干旱生境的另外一种关键机制[34]。本研究发现从Plot1到Plot3，霸王根、茎、叶中N、P含量显著下降（图3b~c）。He等[35]分析了全球155个干旱处理或持续干旱区植物体内N、P含量的变化，发现干旱降低了植物体内N、P含量，平均降幅分别为3.73%和9.18%。因为高温和低降雨量降低有机质的分解率，减慢了C、N和P生物地球化学循环[36]。土壤背景值表明从Plot1到Plot3，从表层到地下60 cm、80 cm和100 cm，土壤中有机质、全N、全P含量显著下降（表2）。因此，由于土壤含水量的降低限制了土壤N、P的可利用性，使霸王可获取的N、P降低，故而使植株体内N、P含量下降。根系C含量在Plot3中显著高于其他2个样点，茎中C含量在3个样点间差异不显著，而叶片C含量在Plot3中显著低于其他2个样点；但是3个样点间霸王器官中C含量的变化幅度要低于N和P（图3a），由于组成植物体

chinaXiv:202103.00022v1

ChinaXiv合作期刊

chinaXiv:202103.00022v1



注：器官：R-，根系；S-，茎干；L-，叶片。非结构性碳水化合物：SS，可溶性糖；ST，淀粉；SS:ST，可溶性糖淀粉比；NSCs，非结构性碳。计量比特征：C，植物碳含量；N，植物氮含量；P，植物磷含量；C:N，碳氮比；C:P，碳磷比；N:P，氮磷比。环境因子：MAT，年均温；MAP，年均降雨量；10T，>10℃的积温；RM，空气相对湿度；N，土壤全氮。

图4　基于RDA的环境因子对霸王器官间计量比特征和非结构性碳水化合物的影响效应

Fig. 4　Effects of environmental factors on C:N:P stoichiometry and non-structural carbohydrate of *Zygophyllum xanthoxylon* among organs based on redundancy analysis

组织的结构性物质(C)较功能性和贮藏性物质(N、P)受环境的影响较小而相对稳定的原因[37]。霸王根中C含量在Plot3中高于其他2个样点，可能是由于干旱加剧，霸王对根系的投资加大，而减少对叶片中碳水化合物的分配。霸王根系的分布从Plot1的60 cm到Plot3的100 cm的变化也侧面证明了该原因。

C:N和C:P可用于表征植物对营养元素N和P利用效率的高低[38]。在Plot3中霸王器官间C:N和C:P显著高于其他2个样点(图2d~e)，即随干旱加剧霸王提高了对根、茎、叶中N、P的利用效率。这与王凯等[39]在榆树中的研究结果一致，榆树在重度干旱胁迫下，叶片C:N相较对照上升，而在轻度和中度水分胁迫下C:N下降，而C:P比随水分胁迫加剧而上升。以上结果也表明干旱生境下霸王分配多的N、P于光合结构中，有助于达到最大光合容积，提升C含量；随水分亏缺加剧，霸王的生长受到水分和养分的双重限制，通过提高N、P利用效率的策略来适应干旱生境。

3.2　器官间NSCs及C:N:P计量比特征的变化

Xiao等[8]指出NSCs在植物根、茎、叶中的分配格局是植物对环境适应能力的综合体现。叶片虽然是植物进行碳水化合物积累的关键器官，但是仅叶片层面的NSCs含量及其配比并不能准确代表整株层面的情况[21]。比较同一样点器官间NSCs及其组成发现，在样点Plot2和Plot3，根系SS、ST和NSCs含量均显著高于茎干和叶片(图2)。研究表明ST白天暂时储存于叶片中，长期存储在根系和茎干中，用于满足未来植物生长的需求[40]。NSCs浓度在根中的增加与干旱期间NSCs从叶向组织汇的持续运输相关[30,40]，因为叶片是NSCs重要的“源”，而根则是重要的“汇”[41]。因此，我们推测霸王通过调节器官间NSCs的积累及分配(实现ST与SS间的相互转换和增加根中ST的分配)，增加对根系的投资来减缓干旱胁迫的伤害。

比较器官间C含量发现，3个样点中根、茎C含量显著高于叶片(图2a)。在干旱条件下，所有植物器官的干物质积累都会不同程度地减少，但是叶片比茎或根更容易受到胁迫[42]，这也是干旱胁迫下根冠比增大的原因之一，植物通过增大根系系统用于水分的吸收，同时减少对地上的投资[43]。虽然随干旱加剧，霸王根、茎、叶中的N、P含量显著下降，但是叶片相较于茎干和根系，仍具有高的N、P含量(图3b~c)。因为在营养元素亏缺的状况下，植物会分配多的N、P于光合结构中，用于维持正常的C同化和植物生长[44]。此外，霸王不同器官间营养元素的分配表明茎干和根系可能扮演“营养库”的角色，在霸王的生长过程中供给所需的营养物质。

3.3　NSCs与C:N:P计量比特征间的关系

分析各器官中NSCs及其构成与C:N:P间的关系发现，R/S-P与L-NSCs、L-ST和L-SS正相关。研究表明叶片是NSCs重要的“源”[41]。霸王器官间N、P含量的变化结果已表明霸王的茎干和根系可能扮演“营养库”的角色，在霸王的生长过程中供给叶片所需的营养物质。P不仅用于满足核糖体合成蛋白质，而且对植物光合产物的积累及运输是不可或缺的[4]。因此，R/S-P含量与叶片NSCs物质正相关。R/S/L-SS与R/S/L-N正相关，与R/S/L-C:N负相关；R-ST与L-N负相关，与L-C:N正相关(图4)。研究表明植物为了维持根系中SS量值用于调节渗透势，根、茎需要向叶片提供足够的N、P含量用于光合作用，积累足够的碳水化合物；而随干旱加剧，土壤中N、P含量减少，当根系提供的限制性元素N、P不能维持光合时，植物存在“碳饥饿”的风险[33]。基于生态化

ChinaXiv合作期刊

学计量学中叶片N:P<14或>16可作为判断植被受氮限制或磷限制的依据[15]。研究结果表明，3个样点中霸王叶片N:P均小于14，即霸王的生长主要受N限制，故而霸王源器官中的SS含量受到根、茎向叶片提供N含量的影响。据此本研究推测，随干旱加剧霸王减弱对地上部的投资，增加对地下部分碳水化合物的分配，叶片N含量影响霸王根系中ST与SS间的转化和ST的存储。即叶片N含量是影响霸王生存策略的关键因素。

4 结 论

（1）霸王茎干和叶片中SS、ST、NSCs随干旱加剧均逐渐降低；根系中SS和NSCs在3个样点间差异不显著，ST先降低后增加。即霸王通过调节器官间NSCs的积累及分配来适应干旱，采取将根系中ST转化为SS来调节渗透势的策略。

（2）干旱使霸王根、茎、叶中N、P含量显著下降；器官间叶片相较于茎干和根系，具有高的N、P含量，即霸王不同的器官以不同的方式分配可利用的营养，其中茎干和根系可能扮演“营养库”的角色。干旱使霸王根茎叶中C:N和C:P增高，叶片N:*P*<14，霸王通过提高N、P利用效率来减缓水分亏缺使其生长受到N限制的影响。

（3）NSCs与C:N:P间的关系表明根、茎、叶中的N含量与SS正相关，叶片N含量与根系ST负相关。即霸王采取将更多碳水化合物投资分配到根部，以ST形式存储的策略，而N是影响霸王根系中ST与SS间转化和ST存储的关键元素。

参考文献（References）

[1] Choat B, Jansen S, Brodribb T J, et al. Global convergence in the vulnerability of forests to drought[J]. Nature, 2012, 491(7426): 752–755.

[2] Clark J S, Bell D M, Kwit M, et al. Individual-scale inference to anticipate climate-change vulnerability of biodiversity[J]. Philosophical Transactions of the Royal Society B Biological Sciences, 2012, 367(1586): 236.

[3] Stitt M, Schulze D. Does rubisco control the rate of photosynthesis and plant growth? An exercise in molecular ecophysiology[J]. Plant Cell Environment , 1994, 17(5): 465–487.

[4] Warren C R, Adams M A, Chen Z L. Is photosynthesis related to concentrations of nitrogen and rubisco in leaves of Australian native plants?[J]. Functional Plant Biology, 2000, 27(5): 407–416.

[5] Lambers H, Chapin F S, Pons T L. Plant physiological ecology[M]. New York: Springer, 1998: 185.

[6] Azcon R, Gomez M, Tobar R. Effects of nitrogen source on growth, nutrition, photosynthetic rate and nitrogen metabolism of mycorrhizal and phosphorus-fertilized plants of *Lactuca sativa* L. [J]. New Phytologist, 1992, 121(2): 227–234.

[7] 李从娟, 徐新文, 孙永强, 等. 不同生境下三种荒漠植物叶片及土壤C、N、P的化学计量特征[J]. 干旱区地理, 2014, 37(5): 996–1004. [Li Congjuan, Xu Xinwen, Sun Yongqiang, et al. Stoichiometric characteristics of C, N, P for three desert plants leaf and soil at different habitats[J]. Arid Land Geography, 2014, 37(5): 996–1004].

[8] 周欣, 左小安, 赵学勇, 等. 科尔沁沙地不同生境植物及叶片的C、N元素计量特征[J]. 干旱区地理, 2015, 38(3): 565–575. [Zhou Xin, Zuo Xiao'an, Zhao Xueyong, et al. Ecological stoichiometry of plant and leaf carbon and nitrogen in different habitats of Horqin Sandy Land[J]. Arid Land Geography, 2015, 38(3): 565–575].

[9] Leuzinger S, Bigler C, Wolf A, et al. Poor methodology for predicting large-scale tree die-off[J]. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2009, 106(38): 106–107.

[10] Zhang T, Cao Y, Chen Y, et al. Non-structural carbohydrate dynamics in *Robinia pseudoacacia*, saplings under three levels of continuous drought stress[J]. Trees, 2015, 29(6): 1837–1849.

[11] Arx G V, Arzac A, Fonti P, et al. Responses of sapwood ray parenchyma and non- structural carbohydrates of *Pinus sylvestris* to drought and long-term irrigation[J]. Functional Ecology, 2017, 31 (7): 1371–1382.

[12] Xie H, Yu M, Cheng X. Leaf non-structural carbohydrate allocation and C:N:P stoichiometry in response to light acclimation in seedlings of two subtropical shade-tolerant tree species[J]. Plant Physiology and Biochemistry, 2018, 124(1): 146–154.

[13] Sala A, Woodruff D R, Meinzer F C. Carbon dynamics in trees: Feast or famine[J]. Tree Physiology, 2012, 32(6): 764–775.

[14] Reich P B, Oleksyn J. Global patterns of plant leaf N and P in relation to temperature and latitude[J]. Proceedings of the National Academy of Sciences. 2004, 101(30): 11001–11006.

[15] Mcgroddy M E, Daufresne T, Hedin L O. Scaling of C: N: P stoichiometry in forests worldwide: Implications of terrestrial Redfield–type ratios[J]. Ecology, 2004, 85(5): 2390–2401.

[16] Chapin F S. The mineral nutrition of wild plants[J]. Annual Review Ecology and Systematics. 1980, 11(1): 233–260.

[17] Chapin F S, Schulze E D, Mooney H A. The ecology and economics of storage in plants[J]. Annual Review Ecology and Systematics. 1990, 21(1): 423–447.

[18] Li F, Hu J , Xie Y, et al. Foliar stoichiometry of carbon, nitrogen, and phosphorus in wetland sedge *Carex brevicuspis* along a small-scale elevation gradient[J]. Ecological Indicators, 2018, 92(9): 322–329.

chinaXiv:202103.00022v1

ChinaXiv合作期刊

chinaXiv:202103.00022v1

[19] Lu X T, Freschet G T, Kazakou E, et al. Contrasting responses in leaf nutrient-use strategies of two dominant grass species along a 30-yr temperate steppe grazing exclusion chronosequence[J]. Plant and Soil, 2015, 387(2): 69–79.

[20] Sala A, Hoch G. Height-related growth declines in *Ponderosa pine* are not due to carbon limitation[J]. Plant Cell and Environment, 2010, 32(1): 22–30.

[21] He M Z, Dijkstra F A, Zhang K, et al. Influence of life form, taxonomy, climate, and soil properties on shoot and root concentrations of 11 elements in herbaceous plants in a temperate desert[J]. Plant and Soil, 2016, 398(1): 339–350.

[22] He M Z, Zhang K, Tan H, et al. Nutrient levels within leaves, stems, and roots of the xeric species *Reaumuria soongorica* in relation to geographical, climatic, and soil conditions[J]. Ecology and Evolution, 2015, 5(7): 1494–1503.

[23] 李培广, 周海燕, 陈翠云, 等. 阿拉善荒漠优势植物可溶性糖的季节变化[J]. 生态学杂志, 2012, 31(12): 3018–3023. [Li Peiguang, Zhou Haiyan, Chen Cuiyun, et al. Seasonal variations of soluble sugars in dominant plant species in Alxa Desert of northwest China[J]. Chinese Journal of Ecology, 2012, 31(12): 3018–3023.]

[24] 牛得草, 陈鸿洋, 江世高, 等. 荒漠植物霸王(*Zygophyllum xanthoxylum*)不同大小叶片C、N、P化学计量特征[J]. 中国沙漠, 2013, 33(3): 703–709. [Niu Decao, Chen Hongyang, Jiang Shigao, et al. Stoichiometric traits of C, N, P of leaves in desert shrub *Zygophyllum xanthoxylum*[J]. Journal of Desert Research, 2013, 33 (3): 703–709.]

[25] 牛得草, 李茜, 江世高, 等. 阿拉善荒漠区6种主要灌木植物叶片C: N: P化学计量比的季节变化[J]. 植物生态学报, 2013, 37 (4): 317–325. [Niu Decao, Li Xi, Jiang Shigao, et al. Seasonal variations of leaf C:N:P stoichiometry of six shrubs in desert of China' s Alxa Plateau[J]. Chinese Journal of Plant Ecology, 2013, 37(4): 317–325.]

[26] Ramirezbriones E, Rodriguzmacias R, Salcedoperez E, et al. Seasonal variation in non-structural carbohydrates, sucrolytic activity and secondary metabolites in deciduous and perennial *Diospyros species* sampled in Western Mexico[J]. PloS One, 2017, 12(10): 1–24.

[27] O'brien M J, Leuzinger S, Philipson C D, et al. Drought survival of tropical tree seedlings enhanced by non-structural carbohydrate levels[J]. Nature Climate Change, 2014, 4(8): 710–714.

[28] Sala A, Hoch G. Height-related growth declines in Ponderosa pine are not due to carbon limitation[J]. Plant Cell and Environment, 2010, 32(1): 22–30.

[29] Zhang T, Cao Y, Chen Y, et al. Non-structural carbohydrate dynamics in *Robinia pseudoacacia*, saplings under three levels of continuous drought stress[J]. Trees, 2015, 29(6): 1837–184.

[30] 王延平, 许坛, 朱婉芮, 等. 杨树细根碳、氮含量的季节动态及代际差异. 应用生态学报, 2015, 26(11): 21–29. [Wang Yanping, Xu Tan, Zhu Wanru, et al. Seasonal dynamics of carbon and nitrogen in fine roots and their differences between successive rotation poplar plantations[J]. Chinese Journal of Plant Ecology, 2015, 26 (11): 21–29]

[31] 郑云普, 王贺新, 娄鑫, 等. 木本植物非结构性碳水化合物变化及其影响因子研究进展. 应用生态学报, 2014, 25(4): 1188–1196. [Zheng Yunpu, Wang Hexin, Lou Xin, et al. Changes of non-structural carbohydrates and its impact factors in trees: A review [J]. Chinese Journal of Plant Ecology, 2014, 25(4): 1188–1196]

[32] Ai Z M, Xue S, Wang G L, et al. Responses of non-structural carbohydrates and C:N:P stoichiometry of *Bothriochloa ischaemum* to nitrogen addition on the Loess Plateau, China[J]. Journal of Plant Growth Regulation, 2017, 36(3): 714–722.

[33] 董蕾, 李吉跃. 植物干旱胁迫下水分代谢、碳饥饿与死亡机理. 生态学报, 2013, 33(18): 5477–5483. [Dong Lei, Li Jiyue. Relationship among drought, hydraulic metabolic, carbon starvation and vegetation mortality[J]. Acta Ecologica Sinica, 2013, 33(18): 5477–5483]

[34] Drenovsky R E, James J J, Richards J H. Variation in nutrient resorption by desert shrubs[J]. Journal of Arid Environment, 2010, 74(11): 1564–1568.

[35] He M Z, Dijkstra F A. Drought effect on plant nitrogen and phosphorus: A meta-analysis[J]. New Phytologist, 2014, 204(4): 924 – 931.

[36] Hartley A N, Bargerj B, Okin G. Dryland ecosystems[C]//Marschner P, Rengel Z. Nutrient Cycling in Terrestrial Ecosystems. Berlin & Heidelberg: Springer, 2007: 271–308.

[37] Sterner R W, Elser J J. Ecological stoichiometry: The biology of elements from molecules to the biosphere[M]. Princeton: Princeton University Press, 2002: 357.

[38] Vitousek P. Nutrient cycling and nutrient use efficiency[J]. American Naturalist, 1982, 119(4): 553–572.

[39] 王凯, 沈潮, 孙冰, 等. 干旱胁迫对科尔沁沙地榆树幼苗C、N、P化学计量特征的影响[J]. 应用生态学报. 2018, 29(7): 2286–2294. [Wang Kai, Shen Chao, Sun Bin, et al. Effects of drought stress on C, N and P stoichiometry of *Ulmus pumila* seedlings in Horqin Sandy Land[J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2018, 29(7): 2286–2294]

[40] Von A G, Archer S R, Hughes M K. Long-term functional plasticity in plant hydraulic architecture in response to supplemental moisture[J]. Annals of Botany, 2012, 109(6): 1091.

[41] 于丽敏, 王传宽, 王兴昌. 三种温带树种非结构性碳水化合物的分配[J]. 植物生态学报, 2011, 35(12): 1245–1255. [Yu Limin, Wang Chuankuan, Wang Xinchang. Allocation of nonstructural carbohydrates for three temperate tree species in northeast China [J]. Chinese Journal of Plant Ecology, 2011, 35(12): 1245–1255.]

[42] Farooq M, Hussain M, Wahid A, et al. Drought stress in plants: An overview[M]. Berlin & Heidelberg: Springer, 2012: 288.

[43] Farooq M, Wahid A, Kobayashi N, et al. Plant drought stress: Effects, mechanisms and management[J]. Agronmy for Sustainable Development. 2009, 29(1): 185–212.

[44] Thompson K E N, Parkinson J A, Band S R, et al. A comparative study of leaf nutrient concentrations in a regional herbaceous flora [J]. New Phytologist, 1997, 136(4): 679–689.

ChinaXiv合作期刊

Non-structural carbohydrates and C:N:P stoichiometry of roots, stems, and leaves of *Zygophyllum xanthoxylon* in responses to xeric condition

SUN Xiaomei[1], HE Mingzhu[2], ZHOU Bin[3], LI Jinxia[1], CHEN Nianlai[1]

(1. College of Resource and Environmental Sciences, Gansu Agricultural University, Lanzhou 730070, Gansu, China; 2. Shapotou Desert Experiment and Research Station, Northwest Institute of Eco-Environment and Researches , Chinese Academy of Sciences, Lanzhou 730000, Gansu, China; 3. College of Resources and Environment, Shandong Agricultural University, Tai'an 271018, Shandong, China)

Abstract: In arid ecosystems, high temperatures and low rainfall result in reduced carbon fixation. Non-structural carbohydrates (NSCs) (including soluble sugars and starch) represent the products of plant photosynthesis and are mainly involved in the balance between C acquisition and expenditure in life processes. NSCs also reflect the amount of plant carbohydrates that can be used to resist adverse environmental conditions. The C:N:P stoichiometry of plants is associated with important ecological processes, such as an organism's ability to adapt to environmental stresses. Leaf N is the basis of chlorophyll formation for direct use in photosynthesis. Plant P is indispensable for the transportation of photosynthetic products. Thus, the C:N:P variations in plants are directly affected by the rate of photosynthesis. Leaf N concentration has been found to be positively correlated with NSC fixation ability, and P has been identified as the key element of plant metabolism. Accordingly, leaf photosynthetic capacity and NSC synthesis are not only affected by leaf N concentration but also closely related to P concentration. Therefore, it is important to study the relationship between NSCs and C:N:P stoichiometry in *Zygophyllum xanthoxylon* to improve our understanding of its survival and growth strategies to xeric conditions. Samples were collected from three dominant communities of *Z. xanthoxylon* across Ningxia and Inner Mongolia Provinces in northwestern China that differed in mean annual relative air moisture (Plot 1>Plot 2>Plot 3). Plant and soil samples were collected during the growing season (August) of 2014. Soluble sugars and starch are commonly studied NSCs. Plant samples were divided into leaves, stems, and roots to analyze the concentrations of starch (ST), soluble sugar (SS), C, N, and P. The concentrations of SS, ST, and NSCs in stems and leaves decreased from Plot 1 to Plot 3. N and P concentrations decreased, whereas C:N and C:P ratios increased with increasing xeric conditions in roots, stems, and leaves. N:P ratios in leaves were all below 13, lower than the critical ratio of 14 in all three plots, suggesting that N is the limiting factor for the growth of *Z. xanthoxylon* in xeric environments. Variations were inconsistent in NSCs and C:N:P stoichiometry among the organs. N and P concentrations in leaves were higher than those in stems and roots, while C:N and C:P ratios in leaves were lower than those in stems and roots in three plots. The correlation of C:N:P stoichiometry with NSCs showed that N concentrations positively correlated with SS concentrations in roots, stems, and leaves, whereas N concentrations in leaves negatively correlated with ST in roots. Stems and roots may act as nutrient sinks, and *Z. xanthoxylon* may alleviate water deficit-caused N limitation by increasing N and P use efficiency. *Z. xanthoxylon* adapted to drought by regulating the accumulation and distribution of NSCs among organs. Osmotic potential is regulated by conversions between ST and SS in the root system; more carbohydrates were allocated to roots and stored as ST with enhancing drought stress. N is the key factor in the transformation of ST to SS and ST storage in the root system.

Key words: non-structural carbohydrates; C:N:P ratios; organ relevance; adaptive strategy of xeric condition

chinaXiv:202103.00022v1